

Découverte d'un genre nouveau de *Solanaceae* à Madagascar

J. BOSSER, W. G. D'ARCY & D. LOBREAU-CALLEN

Résumé : Description de *Tsoala*, genre nouveau de *Solanaceae* de la sous-famille des *Cestroideae*, tribu des *Cestreae* à Madagascar. La tribu des *Cestreae* n'était jusqu'à présent pas connue des régions africaines et asiatiques.

Summary : Description of *Tsoala*, new genus of *Solanaceae* of the subfamily *Cestroideae*, tribe *Cestreae*, Madagascar; neither of which was hitherto known from the Africa/Asia region.

Jean Bosser, O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

W. G. D'Arcy, Missouri Botanical Garden, P.O. Box 299, St. Louis, Missouri 63166-0299, U.S.A.
Danielle Lobreau-Callen, C.N.R.S. et E.P.H.E., Laboratoire de Phanérogamie, Muséum national d'Histoire naturelle, 16, rue Buffon, 75005 Paris, France.

Il existait dans l'herbier du Muséum de Paris du matériel dispersé d'une plante énigmatique originaire de Madagascar qui avait pour la première fois été récoltée par H. PERRIER DE LA BÂTHIE en 1901. Rangé dans différentes familles : *Gentianaceae*, *Acanthaceae*, *Verbenaceae*, *Scrophulariaceae*, aucune analyse approfondie n'en avait jusqu'ici été faite. L'un de nous (J. BOSSER) en fit une première étude et arriva à la conclusion qu'il s'agissait d'une espèce appartenant à un nouveau genre de *Solanaceae* qu'il nomma *Tsoala* (du nom vernaculaire malgache de la plante). La fleur a un tube long de 8-15 cm et la pollinisation est vraisemblablement faite par un *Sphingideae*. Ce mode de pollinisation s'observe assez fréquemment à Madagascar (comm. pers. de George SCHATZ).

Cette remarquable espèce est un arbuste à feuilles simples, entières, à pubescence formée de poils simples. Le fruit est une capsule à paroi ligneuse, à grosses graines à embryon presque droit. L'anatomie foliaire, faite avec la collaboration de R. C. KEATING, n'a pas permis d'observer de phloème intra-axillaire dans le pétiole, caractère constant chez les *Solanaceae*, mais, sur du matériel sec, il est parfois impossible de le détecter. La placentation pariétale est aussi une anomalie dans cette famille; l'ovaire est uniloculaire, sauf à l'extrême base et il n'y a pas de placenta très développé. On peut remarquer que d'autres *Solanaceae* ont aussi une placentation peu commune dans la famille comme *Melananthus* WALPERS, dont le placenta est basal et le fruit un akène (SOLEREDER, 1891). L'analyse du spectre de résonance magnétique nucléaire (RMN) (JENSEN, comm. pers.) n'a pas révélé la présence d'alcaloïdes iridoïdes qui caractérisent certaines familles de Scrophulariales et Lamiales ressemblant superficiellement aux *Solanaceae*. Ces composés étant absents chez les *Solanaceae*, ceci indique simplement que le rattachement de notre plante à cette famille n'est pas, dans ce domaine, incompatible.

Les caractères du genre *Tsoala* conduisent à le placer dans la tribu des *Cestreae*, sous-famille des *Cestroideae*. Aucun autre genre de cette tribu et même de cette sous-famille n'était jusqu'ici connu des régions africaines et asiatiques. La tribu des *Cestreae* comprend 4 genres dont certains sont mal connus : *Cestrum* L., largement répandu en Amérique tropicale, *Vestia* Willd., du Chili, *Sessea* Ruiz & Pavon, de la partie Nord des Andes, et *Metternichia* Mikan, de la région de Rio de Janeiro en Argentine. Le fruit des *Cestrum* est une baie indéhiscente et celui de *Vestia* une capsule à nombreuses petites graines. *Sessea* et *Metternichia* ont une capsule à paroi ligneuse et à grosses graines, assez semblable à celle de *Tsoala*. Mais ce dernier genre se distingue bien par ses fleurs à corolle bien plus grande et de forme différente et par ses inflorescences uniflores.

La présence à Madagascar d'un membre de la tribu des *Cestreae* est un fait nouveau d'un extrême intérêt qui vient appuyer l'idée d'une origine méridionale et gondwanienne des *Solanaceae* (RAVEN & AXELROD, 1974; D'ARCY, 1975, 1991).

L'étude palynologique qui suit a été réalisée par l'un d'entre nous (D. LOBREAU-CALLEN).

PALYNOLOGIE

Le pollen des *Solanaceae* est relativement diversifié. Il est généralement constitué de grains simples, exceptionnellement de tétrades (*Salpiglossis p.p.*, GENTRY, 1979). Il est colporé dans de très nombreux cas, moins fréquemment colporoïdé, colpé ou même cryptoaperturé (*Mandragora*, DIEZ & FERGUSON, 1984). Lorsqu'il y a tricolporie, le tectum est fréquemment décollé au-dessus des endoapertures formant ainsi une sorte de « bec » qui caractérise les grains de plusieurs *Solanaceae* (MURRY & ESHBAUGH, 1971; HUANG, 1972; PUNT & MONNA-BRANDS, 1977; GBILE & SOWUNMI, 1979; BONNEFILLE & RIOLLET, 1980; LIENAU & FRIEDRICH, 1986). Les types d'ornementation les plus communs sont le réseau, le tectum lisse, strié, rugulo-strié, striato-réticulé ou échinulé, souvent très finement (*Cymophora*, *Capsicum*, *Datura*, *Nicandra*, *Physalis*, *Solanum*...). Entre les épines, le tectum est perforé ou non.

Chez les pollens colporés, le tectum épais repose sur une couche infratectale souvent particulièrement mince et columellaire (GENTRY, 1979; CRESTI et al., 1985). Chez les pollens colporoïdés ou colpés, de grand diamètre, le tectum mince repose sur une couche infratectale relativement épaisse, et columellaire (ex. *Datura*, CAMEFORT & SANGWAN, 1979). Dans tous les cas la sole est souvent réduite voire même absente (GENTRY, 1979) et l'endexine relativement développée.

Chez les pollens cryptoaperturés (*Mandragora*, DIEZ & FERGUSON, 1984; POLO & DIEZ, 1987) seules les endoapertures correspondant à une région brusquement amincie et modifiée de l'endexine sont présentes et correspondent à des sillons disposés de façon symétrique sur tout le pollen. Ce pollen est ainsi cryptopéricolpé. L'exine est constituée d'un tectum très mince, microéchinulé et microperforé entre les épines, d'une couche infratectale très mal définie, réduite à quelques rares éléments rappelant des columelles, d'une simple couche endexinique particulièrement épaisse, la sole étant absente.

Le pollen de **Tsoala** est tricolpé ou tricolporoïdé, isopolaire, elliptique en vue méridienne et subcirculaire en vue équatoriale : P = 97-110 μ m; E = 97-101 μ m (Fig. 1, 1-3).

Les ectoouvertures sont des sillons étroits, constrictés à l'équateur au-dessus d'une région à exine amincie et de structure indistincte.

L'exine (Fig. 2, 4-5) est constituée d'un tectum mince échinulé, abondamment et finement perforé; la couche infratectale est columellaire, les columelles cylindriques présentant de nombreuses irrégularités (microverrues à la surface, correspondant à de très fines anastomoses entre columelles). La nexine est mince et endosculptée.

Nous avons comparé le pollen de **Tsoala** à celui des genres **Cestrum**, **Vestia**, **Metternichia** et **Sessea**.

Le pollen de *Cestrum* a fait l'objet de nombreuses études (THANIKAIMONI, 1972 à 1986; GENTRY, 1986; TISSOT, 1990). Celui des 3 autres genres a été moins étudié, mais on trouve une étude du pollen de *Vestia* par HEUSSER (1971) et GENTRY (1986) et du pollen de *Metternichia* par GENTRY (1986).

Cestrum (Fig. 1, 10-12; Fig. 2, 10-11) : pollen tricolporé, isopolaire, subcirculaire en vue méridienne et équatoriale; sillon large, et parfois plus étroit au-dessus de l'endoouverture (*C. nocturnum* L.); membrane aperturale granuleuse (*C. parqui* L'Hérit., POLO & DIEZ, 1987) ou lisse (*C. nocturnum*, Fig. 1, 10-11); endoouverture losangique, très allongée, constrictée à l'équateur et sous l'ectouverture, à extrémités particulièrement aiguës, soit libres, soit soudées dans l'intercolpium (Fig. 2, 11); tectum épais et lisse, microperforé chez *C. nocturnum* (Fig. 1, 11) et microstrié chez *C. parqui*; couche infratectale constituée de columelles particulièrement courtes et peu visibles (Fig. 2, 10); nexine un peu moins épaisse que le tectum, microendoperforé, microendosculptée en bordure des endoouvertures.

Vestia foetida (Ruiz & Pavon) Hoffmannsegg (Fig. 1, 7; Fig. 2, 12-14) : pollen tricolporé, comparable à celui de *Cestrum* mais nettement plus longiaxe et sublosangique en vue méridienne. L'endoouverture est relativement mal délimitée latéralement et les extrémités sont parfois soudées entre elles. Le tectum perforé, plus ou moins microrugulé repose également sur de très courtes et fines columelles. La nexine est aussi épaisse que la sexine.

Metternichia princeps Mikan (Fig. 1, 4-6; Fig. 2, 1-3) : pollen tricolporé ou tricolporoïdé, isopolaire, équiaxe; ectouverture relativement étroite et constrictée à l'équateur au-dessus d'une région à exine amincie et de structure indistincte; tectum mince, finement perforé, échinulé, présentant de très courtes épines aux extrémités émoussées; couche infratectale constituée de columelles cylindriques, présentant des irrégularités à la surface qui correspondent à des anastomoses entre columelles; nexine aussi mince que le tectum et microperforée (Fig. 2, 2-3).

Sessea stipulata Ruiz & Pavon (Fig. 1, 8-9; Fig. 2, 6-9) : pollen tricolporé, longiaxe, elliptique en vue méridienne et circulaire en vue polaire; sillon relativement large, brusquement constricté à l'équateur au-dessus de l'endoouverture; membrane aperturale scabre (Fig. 2, 6); endoouverture longiaxe très allongée, constrictée sous le sillon, à extrémités effilées (Fig. 2, 9); tectum épais, microperforé, microrugulé et saillant au-dessus de l'endoouverture, formant ainsi une sorte de « bec » (Fig. 2, 6); couche infratectale très mince à peine perceptible (Fig. 2, 8); nexine lisse, légèrement plus mince que le tectum, finement endosculpté en bordure des endoouvertures (Fig. 2, 9). Le pollen de *Sessea* est morphologiquement affine de celui de *Solanum*.

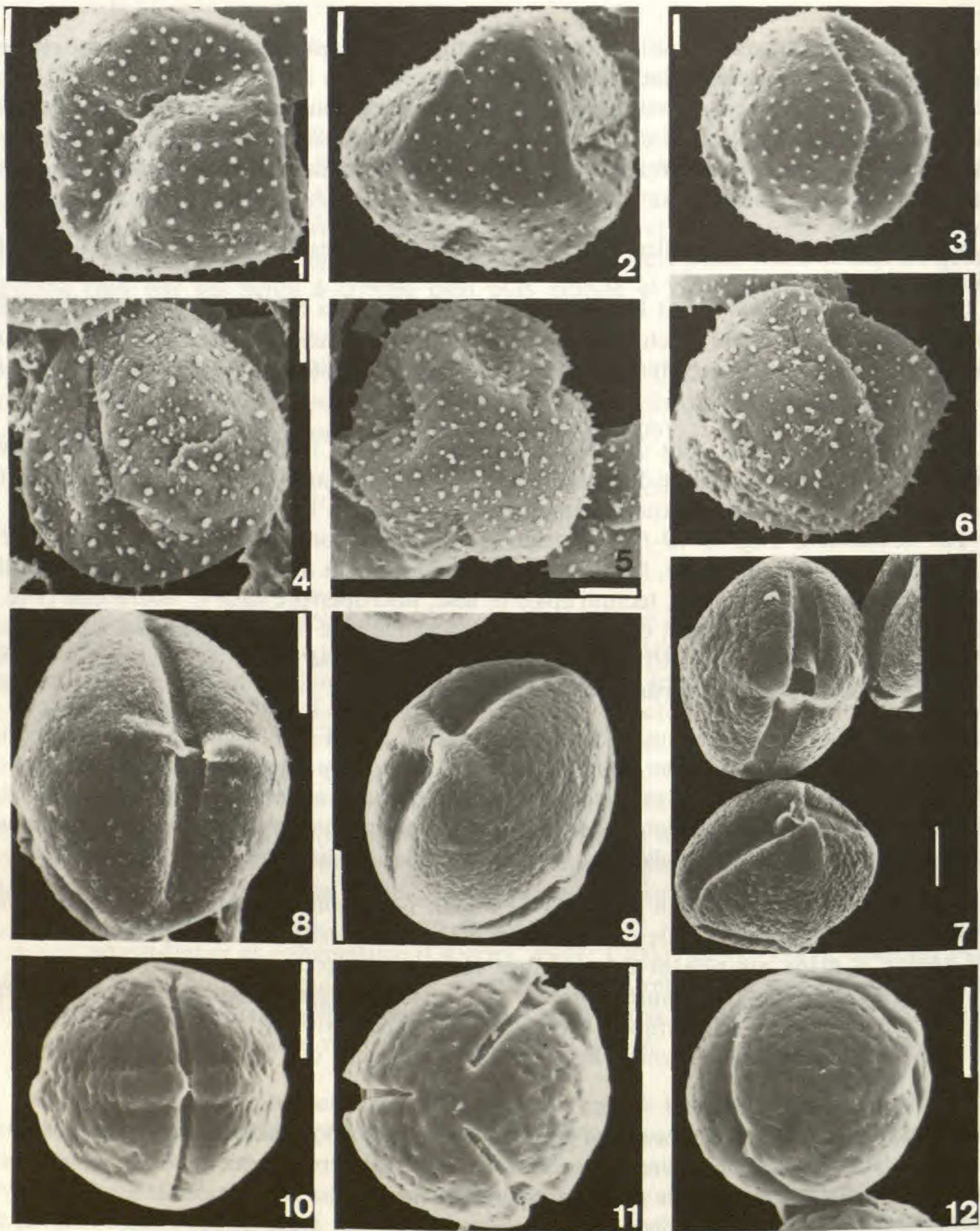


Fig. 1. — Morphologie des pollens : *Tsoala tubiflora* Bosser & D'Arcy (*Leandri 2306*, P) : 1, aperture de face ; 2, vue polaire ; 3, intercolpium. — *Metternichia princeps* Mikan (*Miers s.n.*, P) : 4, aperture de face ; 5, vue polaire ; 6, intercolpium. — *Vestia foetida* (Ruiz et Pavon) Hoffmannsegg (*Buchtien 0.109*, P) : 7, aperture de face et intercolpium. — *Sessea stipulata* Ruiz & Pavon (*Dombey s.n.*, P) : 8, apertures complexes de face ; 9, intercolpium. — *Cestrum nocturnum* L. (*Marino Rosas 338*, P) : 10, apertures complexes de face ; 11, vue polaire ; 12, intercolpium. (Le trait d'échelle correspond à 10 μ m).

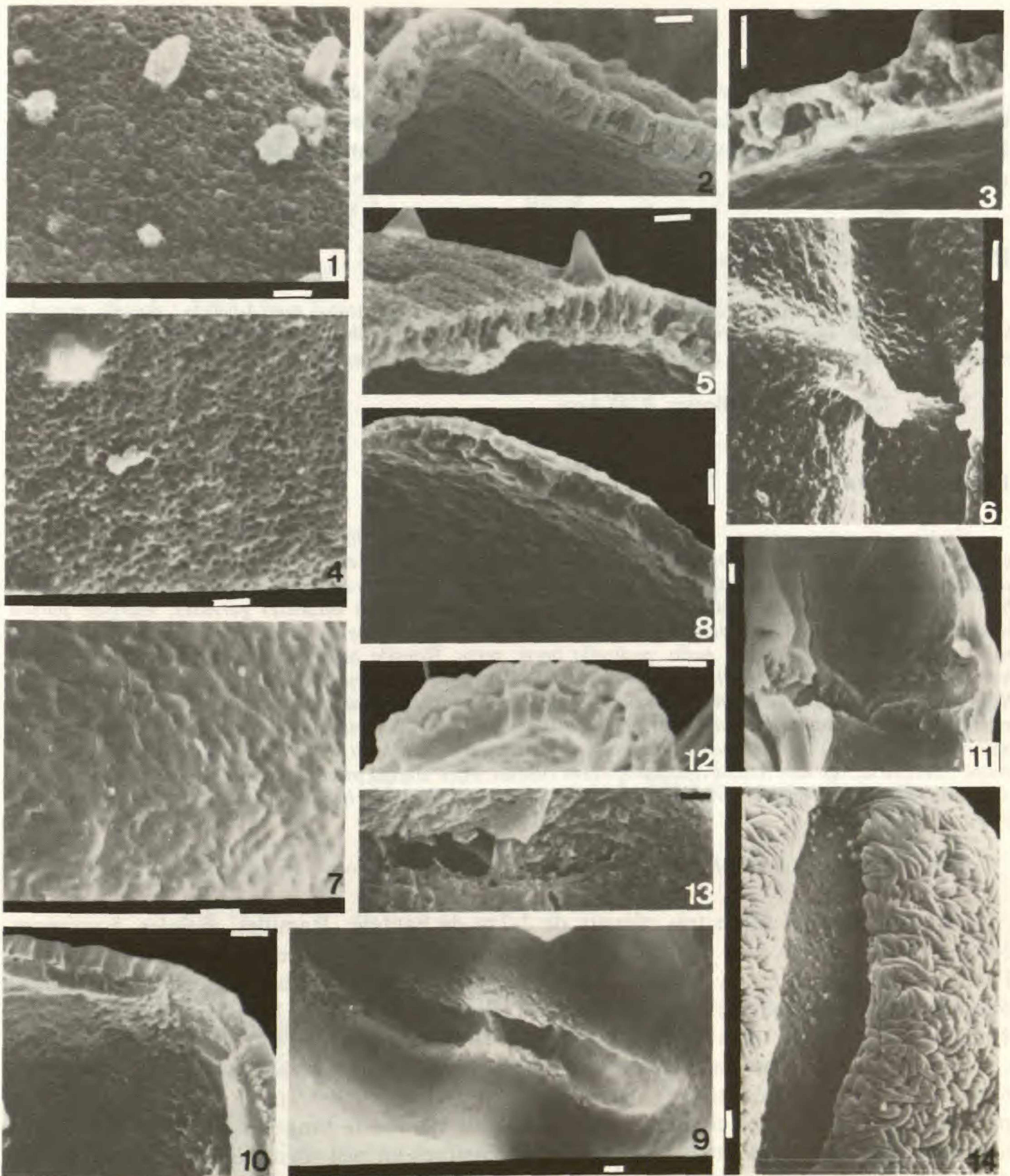


Fig. 2. — Ornementation et structure de l'exine : **Metternichia princeps** Mikán (*Miers s.n.*, P) : 1, tectum échinulé, microverruqueux et rarement microperforé; 2, 3, structure de l'exine. — **Tsoala tubiflora** Bosser & D'Arcy (*Leandri 2306*, P) : 4, tectum échinulé, abondamment microperforé; 5, structure de l'exine, columelles présentant des anastomoses. — **Sessea stipulata** Ruiz & Pavon (*Dombey s.n.*, P) : 6, membrane aperturale scabre; 7, tectum lisse; 8, structure de l'exine, columelles particulièrement courtes; 9, endoaperture. — **Cestrum nocturnum** L. (*Marino Rosas 338*, P) : 10, structure de l'exine, tectum lisse, columelles particulièrement courtes; 11, vue interne d'un intercolpium où il y a convergence des extrémités des endoapertures. — **Vestia foetida** (Ruiz & Pavon) Hoffmannsegg (*Buchtien 0.109*, P) : 12, structure de l'exine, columelles particulièrement courtes; 13, vue interne d'une partie de l'endoaperture et extrémité latérale; 14, sillon à bords nets, membrane aperturale scabre, tectum rugulo-perforé. (Le trait d'échelle correspond à 1 μ m).

Le pollen de *Tsoala* tricolpé, ou tricolporoïdé, tecté et échinulé, est proche de celui de *Metternichia princeps* par la plupart de ses caractères, les seules différences portant sur les dimensions du grain, l'abondance relative des perforations sur le tectum et des trabécules sur les columelles.

TSOALA Bosser & D'Arcy, *gen. nov.*

A Metternichia Mikan *et generibus aliis differt* : calice 5-dentato, non 4-6-fido ; corolla gracilis, hypocrateriformis, non late infundibuliformis ; stamina filamentis glabris, antheris longe exsertis ; ovario sursum uniloculare, seminibus haud alatis, testa ossea, non chartacea.

TYPE : *Tsoala tubiflora* Bosser & D'Arcy.

Tsoala tubiflora Bosser & D'Arcy, *sp. nov.*

Frutex vel arbor parvus, partibus junioribus pilis densis rubellis tectis. Folia caduca, spiralia vel geminata ad apicem ramorum inserta. Laminae obovatae, orbiculatae, ellipticae vel oblongae, apice obtusae vel acuminatae, basi cuneiformes, subtus pilos adpressos ferentes, venis lateralibus 4-6 geminis, adscendentibus, supra parum impressis, subtus prominentibus, cristallos minutos evidentes gerentes, margine parum revoluta. Petiolus supra canaliculatus, dense pubescens. Flores saepe pari foliorum et caespite pilorum rubellorum subtenti, pedunculo nullo, pedicello brevi, recto. Corolla tubo glabro, elongato, gracili, viridi, inferne pentagono, sursum tereti, prope apicem leviter expanso, lobis acute deltoideis, apiculatis, albis, nervis loborum viridibus, marginibus membranaceis, extus pubescentibus. Stamina filamentis glabris, prope basin viridibus, sursum tenuioribus, apicem versus rubellis, antheris oblongis, apice obtusis. Ovarium conicum, glabrum, ovulis (2-) 3-4 in quoque placenta, angulatis, stylo filiformi, longe exserto, antheras excedenti, prope basin viridi, sursum tenuiori, apicem versus rubello, infra stigma piloso. Capsula ovoidea vel elipsoidea, apiculata, valvata, pericarpio viridi diluto, fragili. Semina 4-9, irregulariter ovoidea, aliquot compressa, testa ossea.

TYPE : *Perrier de la Bâthie 1645*, Madagascar, sept. 1903 (holo-, P ; iso-, MO, P).

Arbuste ou petit arbre très rameux de 2-7 m de hauteur. Ramilles, pétioles, bourgeons couverts d'une pubescence dense de poils roux ; rameaux glabrescents, lenticellés, grisâtres. Feuilles caduques, alternes, en hélices, sub-opposées au sommet des rameaux. Limbe entier, obovale, largement obovale à subcirculaire ou elliptique à oblong, (1,5-) 2,5-6,5 × (0,8-) 1,5-4 cm ; sommet obtus, plus rarement arrondi, souvent rétréci en un large acumen ; base cunéiforme ; nervures médiane et secondaires un peu imprimées dessus, saillantes dessous ; 4-6 paires de nervures secondaires ascendantes ; nervures portant sur la face inférieure une pilosité ± apprimée ; des cristaux présents et bien visibles le long des nervures sur la face inférieure, plus dispersés sur la face supérieure ; marges un peu révolutes. Pétiole canaliculé dessus, densément pubescent, long de 4-6 mm. Stipules absentes.

Inflorescence uniflore, terminale, souvent entre 2 feuilles sub-opposées ayant à leur aisselle une touffe dense de poils roux ; pédicelle court et robuste, dressé, long de 4-7 mm. Calice gamosépale, long de 5-10 mm, à 5 lobes triangulaires-aigus, subégaux ou un peu inégaux, hauts de 2-5 mm, ciliés-pubescents sur les marges. Corolle hypocratériforme, à tube long de 8-15 cm, vert, grêle, pentagonal à la base, cylindrique au-dessus, de 1,5-3 mm de diamètre, s'élargissant un peu au sommet, glabre à l'intérieur comme à l'extérieur ; limbe infundibulifor-

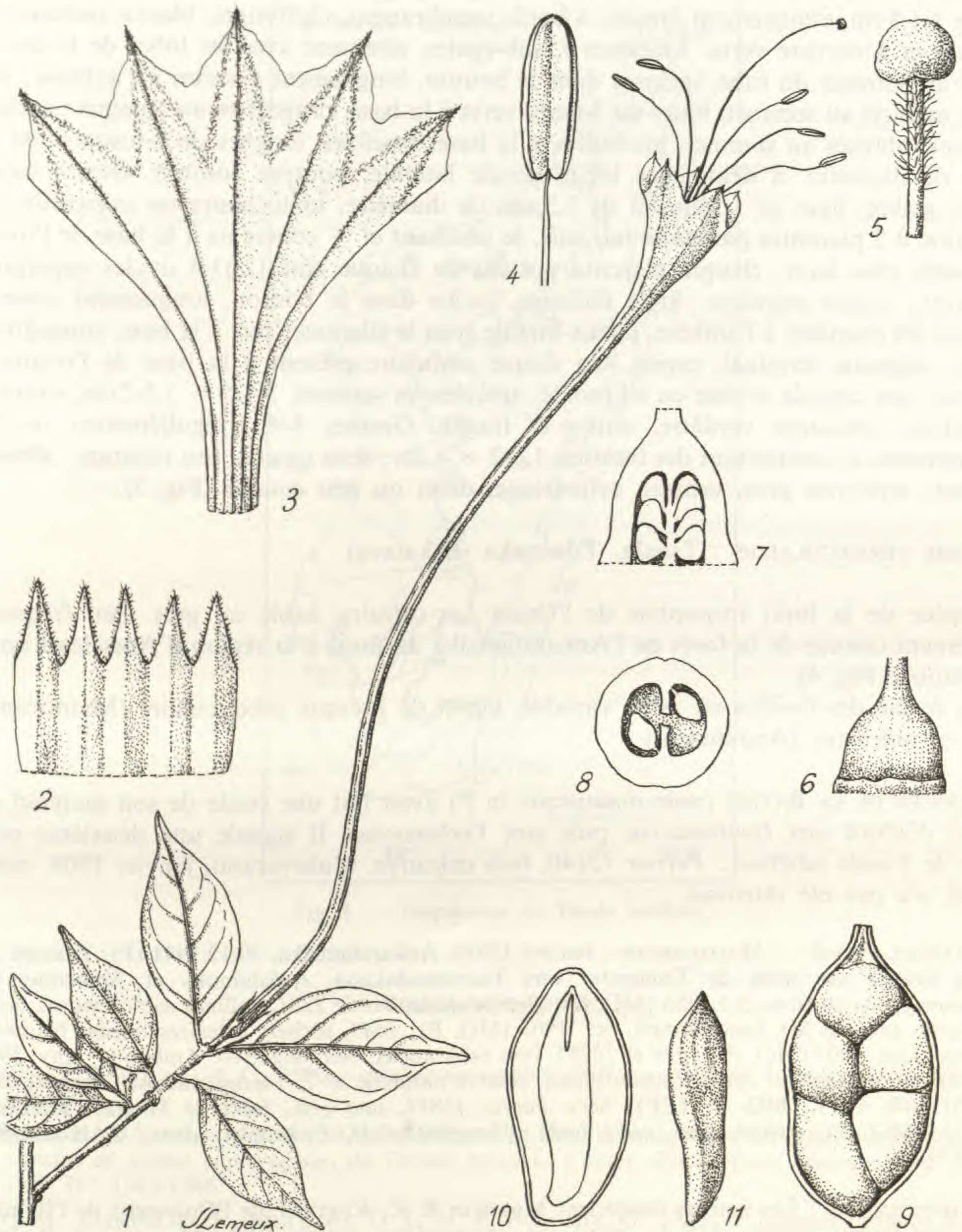


Fig. 3. — *Tsoala tubiflora* : 1, rameau fleuri $\times 2/3$; 2, calice étalé $\times 4$; 3, limbe de la corolle étalé $\times 2$; 4, anthère $\times 4$; 5, sommet du style et stigmate $\times 10$; 6, ovaire $\times 10$; 7, coupe longitudinale de l'ovaire $\times 13$; 8, coupe transversale de l'ovaire $\times 13$; 9, une valve du fruit et ses graines $\times 1$; 10, coupe longitudinale d'une graine $\times 2$; 11, embryon $\times 2$. (1, *Perrier de la Bâthie 1645, P*; 2-8, *Leandri 2306, P*; 9-11, *RN 2918, P*).

me, haut de 2,5-3 cm, à 5 lobes valvaires, sub-égaux, largement triangulaires-aigus, apiculés, longs de 1-1,5 cm, obliquement dressés, à bords membraneux, chiffonnés, blancs, pubescents à l'extérieur et à nervure verte. Etamines 5, sub-égales, alternant avec les lobes de la corolle, insérées au sommet du tube, incluses dans le bouton, longuement exsertes à l'anthèse; filets glabres, amincis au sommet, longs de 5-6 cm, verts à la base, rougeâtres au sommet; anthères oblongues, obtuses au sommet, bilobulées à la base, basifixes, longues de 5-6 mm et de 1,5-1,6 mm de diamètre, à déhiscence longitudinale latérale, pourpre sombre. Ovaire supère, conique, glabre, haut de 1,5 mm et de 1,5 mm de diamètre, uniloculaire ou imparfaitement biloculaire, à 2 placentas pariétaux intrusifs, se touchant et \pm cohérents à la base de l'ovaire, non soudés plus haut; chaque placenta portant de chaque côté (2-)3-4 ovules superposés, ascendants; ovules anguleux. Style filiforme, inclus dans le bouton, longuement exsert et dépassant les étamines à l'anthèse, pileux-hirsute sous le stigmate, vert à la base, rougeâtre au sommet; stigmate terminal, capité. Un disque annulaire présent à la base de l'ovaire.

Fruit, une capsule ovoïde ou ellipsoïde, apiculée au sommet, 3-4,5 \times 1,5-2 cm, s'ouvrant en 2 valves; péricarpe verdâtre, mince et fragile. Graines 4-9, irrégulièrement ovoïdes, \pm comprimées et comportant des facettes, 1,8-2 \times 1 cm; testa osseux, peu résistant; albumen abondant; embryon gros, central, cylindrique, droit ou peu courbé (Fig. 3).

NOMS VERNACULAIRES : Tsoala, Tsiatosika (Sakalava).

Espèce de la forêt tropophile de l'Ouest sur calcaire, sable ou grès. Peu fréquente; actuellement connue de la forêt de l'Ankarafantsika au nord à la région d'Antsalova au sud (distribution, Fig. 4).

La forme des feuilles est assez variable, allant de presque subcirculaire (Maintirano) à étroite et oblongue (Anjiafitatra).

PERRIER DE LA BÂTHIE (note manuscrite in P) avait fait une étude de son matériel qu'il attribua d'abord aux *Gentianaceae* puis aux *Verbenaceae*. Il signale une deuxième espèce proche de *Tsoala tubiflora* : Perrier 12140, bois calcaires, Mahevarano, janvier 1908, mais le matériel n'a pas été retrouvé.

MATÉRIEL ÉTUDIÉ. — MADAGASCAR : Decary 17058, Ankarafantsika, 30.12.1941 (P); Leandri 2306, forêt et savoka sur sable de Tsimembo vers Tsaranandakana, Ankilimioky et Ambereny (S.O. d'Antsalova), alt. 10-50 m, 5.1.1953 (MO, P); Perrier de la Bâthie 1381, collines sablonneuses boisées, Anjiafitatra, près du Mt Tsitondroina, oct. 1901 (MO, P); 1645, rochers calcaires boisés, Namoroka, Ambongo, sept. 1903 (MO, P); 1698 et 10285, bois sablonneux, Manongarivo, Ambongo, janv. 1903 et janv. 1905 (P); Rés. Nat. 2918, Ramamonjisoa, réserve naturelle n° 7, Tsaramandroso, Ambato-Boeni, 29.1.1951 (BR, G, K, MO, P, TEF); Serv. Forest. 15817, sans coll., forêt de Tongay, Maintirano, 27.3.1956 (MO, P); 19614, sans coll., forêt d'Ampitsahafaly, Sitampiky, distr. d'Ambato-Boeni, 30.11.1959 (P).

REMERCIEMENTS : Les auteurs remercient Monsieur R. C. KEATING, de l'Université de l'Illinois du Sud, Edwardsville, Illinois, U.S.A., pour ses observations anatomiques; Monsieur S. R. JENSEN, Université Technique du Danemark, Lyngby, Danemark, pour ses études chimiques; Mademoiselle M. CHALOPIN (M.N.H.N.) qui a réalisé les techniques palynologiques et Madame D. GUILLAUMIN (C.N.R.S., Laboratoire des Êtres Organisés) qui a fait les observations palynologiques, ainsi que Madame J. LEMEUX, auteur du dessin.

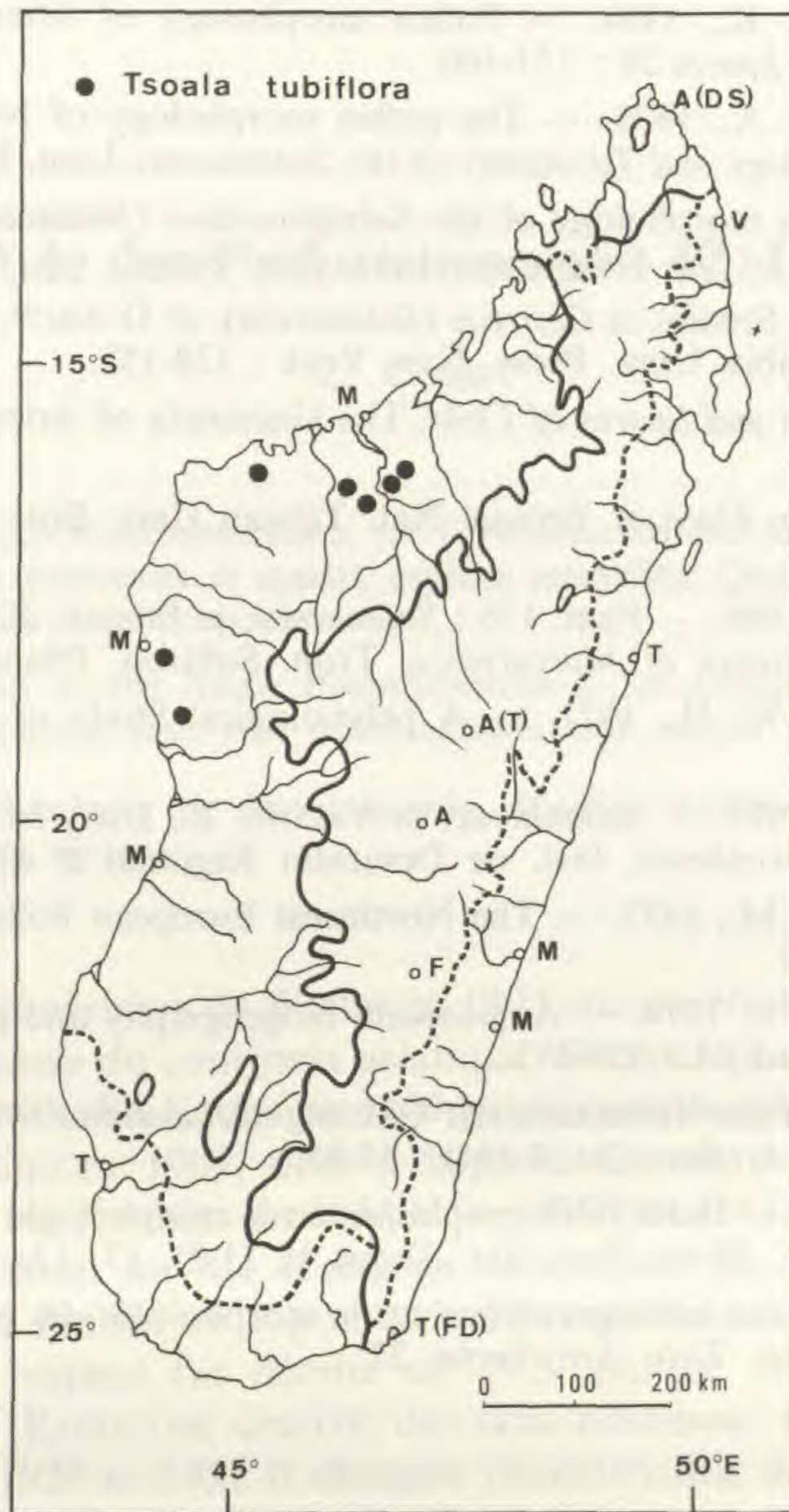


Fig. 4. — Distribution de *Tsoala tubiflora*.

BIBLIOGRAPHIE

- BONNEFILLE, R. & RIOLLET, G., 1980. — *Pollen des savanes d'Afrique orientale*, 140 pp., 113 pl. CNRS ed., Paris.
- CAMEFORT, H. & SANGWAN, R. S., 1979. — Effets d'un choc thermique sur certaines ultrastructures des grains de pollen embryogènes du *Datura metel* L. *Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 288, sér. D : 1383-1386.
- CRESTI, M., CIAMPOLINI, F., MULCAHY, D. L. M. & MULCAHY, G., 1985. — Ultrastructure of *Nicotiana alata* pollen, its germination and early tube formation. *Amer. J. Bot.* 72 (5) : 719-727.
- D'ARCY, W. G., 1975. — The *Solanaceae*, an Overview. *Solanaceae Newsletter* 2 : 8-15.
- D'ARCY, W. G., 1991. — The *Solanaceae* since 1976 with a Review of its Biogeography, in HAWKES, J. G., LESTER, R., NEE, M. & ESTRADA, N., *Solanaceae 3 : Taxonomy-Chemistry, Evolution* : 75-137, Royal Botanic Gardens, Richmond, United Kingdom.

- DIEZ, M. J. & FERGUSON, I. K., 1984. — Pollen morphology of *Mandragora autumnalis* Bertol. (*Solanaceae*). *Pollen et Spores* 26 : 151-160.
- GBILE, Z. O. & SOWUNMI, M. A., 1979. — The pollen morphology of Nigerian *Solanum* species; in HAWKES et al., *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*, Linn. Soc. Symp., ser. 7 : 335-341.
- GENTRY, J. L., 1979. — Pollen morphology of the *Salpiglossideae* (*Solanaceae*), in HAWKES et al., *The Biology and Taxonomy of the Solanaceae*, Linn. Soc. Symp., ser. 7 : 327-334, 15 pl.
- GENTRY, J. L., 1986. — Pollen Studies in *Cestreae* (*Solanaceae*), in D'ARCY, W. G., *Solanaceae, Biology and Systematics*, Columbia Univ. Press, New York : 138-158.
- HEUSSER, C. J., 1971. — *Pollen and Spores of Chile*. The University of Arizona Press. Tucson, Arizona, 167 p.
- HUANG, T. C., 1972. — *Pollen Flora of Taiwan*. Nat. Taiwan Univ. Bot. Dept. Press, Taipei, 297 p., 177 pl.
- LIENAU, K. & FRIEDRICH, B., 1986. — Fam. 176 : *Solanaceae*, in LIENAU, K., STRAKA, H. & FRIEDRICH, B., *Palynologia Madagassica et Mascarenica*, Trop. Subtrop. Pflanzenwelt 55 : 90-98.
- MURRY, L. E. & ESHBAUGH, W. H., 1971. — A palynological Study of the *Solaninae* (*Solanaceae*). *Grana* 11 : 65-78.
- POLO, J. M. & DIEZ, M. J., 1987. — *Solanaceae*, in VALDÈS, B., Diez, M. J. & FERNANDEZ, I., *Atlas polinico de Andalucía occidental*, Inst. de Desarrollo Regional nº 43, Univ. Sevilla : 251-260.
- PUNT, W. & MONNA-BRANDS, M., 1977. — The Northwest European Pollen Flora, 8. *Rev. Palaeobot. Palyn.* 23, NEPF : 1-30.
- RAVEN, P. H. & AXELROD, D. I., 1974. — Angiosperm biogeography and past continental movements. *Ann. Missouri Bot. Gard.* 61 : 539-673.
- SOLEREDER, H., 1891. — Ueber die Versetzung der Gattung *Melananthus* Walp. von den Phrymaceen zu den Solanaceen. *Deutsch. Bot. Ges.* 9 (84) : 65-85.
- THANIKAIMONI, G., 1972-1986. — Index bibliographique sur la morphologie des pollens d'Angiospermes. *Inst. Franç. Pondichery, Mém. Trav. Sci. Techn.* 12 (1-2), 13, 17, 22 & 27.
- TISSOT, C., 1990. — Sixième index bibliographique sur la morphologie des pollens d'Angiospermes. *Inst. Franç. Pondichery, Mém. Trav. Sci. Techn.* 27.